西双版纳鸡嗉果榕小蜂繁殖和传粉行为

王秋艳，杨大荣*，彭艳琼
（中国科学院西双版纳热带植物园昆明森林生态中心，昆明 650223）

摘要：鸡嗉果榕 *Ficus semicordata* Buch.-Ham. *ex* J. E. Sm. 是西双版纳地区常见的榕属植物，它是热带雨林生态系统中的一类先锋树种，当热带雨林被破坏后，它最先在林缘、沟谷和路边迅速生长起来，是热带和亚热带地区森林生态系统恢复初期一类重要物种。在西双版纳通过不同样地定树、定期生态学观察和室内剖查不同生长时期的鸡嗉果榕隐头果的方法，对榕小蜂繁殖和传粉行为进行了研究，结果表明，鸡嗉果榕雌雄异株，在西双版纳一年结 2～3 次隐头果，雌株隐头果内小花由榕小蜂传粉后产生种子。雄株则产生雄花和中性小花，中性小花专门供给传粉小蜂产卵繁殖后代。鸡嗉果榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi* Grandi 是鸡嗉果榕唯一的传粉昆虫。传粉小蜂的雄蜂比雌蜂早羽化 30～90 min，一部分雄虫羽化后，在虫瘿上爬动寻找雌蜂寄生的瘿花，一找到雌蜂寄生的瘿花，就咬破虫瘿的一个小口，把生殖器伸进瘿花与雌蜂交配，一部分雄蜂则在果肉上咬出蜂口。雌蜂交配后，顶大交配孔出蜂爬到雄花区采集花粉，然后，飞出寻找鸡嗉果榕雌花期的嫩隐头果传粉和繁殖后代。到鸡嗉果榕雌株传粉的小蜂能飞翔 300～500 m，进果腔传粉行为长达 5～27 h，传完粉 3～5 h 在果腔内死亡。到雄株上繁殖的小蜂一般飞翔在 20～100 m 左右近距离寻找嫩隐头果，进果腔产卵，每只小蜂在无干扰的情况下可产 400 多粒卵。除传粉榕小蜂外，在鸡嗉果榕雄株隐头果上还有 4 种植食、造瘿和复寄生等非传粉小蜂，它们对传粉小蜂的种群繁衍影响很大，常使传粉小蜂的种群数量降低 25～70%。每个隐头果内进传粉小蜂量多少对鸡嗉果榕和榕小蜂繁殖有关，最佳进蜂量为 3 只，高或低于最佳进蜂量对鸡嗉果榕树和它的传粉小蜂繁殖均不利。

关键词：西双版纳；鸡嗉果榕；先锋树种；传粉榕小蜂；繁殖和传粉行为
中图分类号：Q969.545.5 **文献标识码：**A **文章编号：**0454-6296（2003）01-0027-08

Pollination behaviour and propagation of pollinator wasps on *Ficus semicordata* in Xishuangbanna，China

WANG Qui-Yan，YANG Da-Rong*，PENG Yan-Qiong（The Center of Forest Ecology，Xishuangbanna Tropical Botanical Garden，Chinese Academy of Sciences，Kunming 650223，China）

Abstract： *Ficus semicordata* Buch.-Ham. *ex* J. E. Sm. is a common species of Ficus. It is also a pioneer species in the tropical rainforest eco-system. After tropical rainforest has been disturbed this species will establish and grow rapidly in valleys and on roadsides. It is，therefore，an important species in the preliminary stages of forestry ecosystem rehabilitation in the tropics and semi-tropics. This paper describes the pollination behavior and propagation of fig wasps. Individual sample trees were observed at regular intervals at different sites and syconia were dissected and examined at different phases of development. The results indicate that *F. semicordata* is dioecious and bears 2－3 crops year round in Xishuangbanna. Florets of the syconia on female trees are pollinated by pollinating fig wasps，and develop into seeds afterwards. Female trees only produce staminate flowers and intermediate flowers，the latter are specially provided to pollinating fig wasps for their oviposition and proliferation. *Ceratosolen gravelyi* Grandi is the only insect pollinator of *F. semicordata*. Its males emerge from pupae 30－60 min before the females. Some males crawl over the layer of gall flowers searching for those that contain a female. After finding one they then bite a hole in it and copulate with the female inside. Other males will chew a hole in the pulp；after copulation females will crawl out of the mating hole，collect pollen in the staminate area，then fly out to look for receptive young syconia to enter and pollinate or oviposit. Females that pollinate female trees can fly for 300－500 m；the time interval of pollination in the fig cavity is as long as 5－14 h. After

基金项目：国家自然科学基金（30170171；30200220）；中国科学院知识创新工程重要方向基金（KSCX2-SW-105）；云南省应用基础基金（2001C0065M；2002C0019Q）
作者简介：王秋艳，女，1977 年 5 月生，硕士生，主要从事进化生态学研究
* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：yangdr@xtbg.ac.cn
收稿日期 Received：2002-09-02；接受日期 Accepted：2002-12-10

3 – 5 h of pollination females die; females that search for male trees to reproduce typically fly 20 – 100 m. After finding a tree they will enter into the fig cavity and oviposit; each female can lay more than 400 eggs if undisturbed. Non-pollinating fig wasp species include phytophagous fig wasps, gall-makers, inquilines, etc.; these have a great impact on the propagation of pollinating fig wasps, often reducing the population of the latter by 25% – 70%. The number of pollinating fig wasps that enter into fig cavities affects both the propagation of *F. semicordata* and themselves, the optimum is 3, more or less will reduce the reproductive success of both the pollinating fig wasps and their host fig trees.

Key words: Xishuangbanna; *Ficus semicordata*; pioneer tree species; pollinating fig wasp; behavior; pollination; propagation

榕树是桑科 Moraceae 榕属 *Ficus* 中全部树种的总称。它主要分布在热带和亚热带地区，是热带雨林植物区系中最大的木本属种之一，它在热带雨林植物群落中占据了乔木层、灌木层、藤本、附生、寄生植物等层次的一定空间，为众多的动物和微生物提供食物和栖息场所，它的单株结实率是所有树种中最高的，在热带雨林生态系统中具有重要的生态学意义，是国际上公认的热带雨林中一类关键植物（Wiebes，1979；Janzen，1979；Berg，1989；许再富，1994；马炜梁等，1997；杨大荣等 1997 ~ 2002；Weiblen，2002）。榕树和它的传粉者榕小蜂（小蜂总科 Chalcidoidea，榕小蜂科 Agaonidae）是植物和昆虫之间互惠共生关系最密切、最古老的一类伙伴，榕属植物的祖先榕叶属 *Ficophyllum* 的化石发现于白垩纪，是被子植物中最早的化石之一；榕小蜂的祖先小蜂总科（Chalcidoidea）的一些种类早在侏罗纪就出现（Galil *et al*.，1973）。每一种榕树必须依赖专一榕小蜂传粉才能授精结实，而榕小蜂又必须依靠唯一的寄主榕树隐头果内部分小花产卵才能繁衍后代。两者的互惠共生关系是协同进化系统中最特化的一个类群，它们之间的关系已经发展到一对一、不能互缺的高级阶段（Wiebes，1976；Berg and Wiebes，1992；Anstett，2001；Weiblen，2002）。

鸡嗉果榕 *Ficus semicordata* Buch.-Ham. *ex* J. E. Sm. 在世界上仅分布在亚洲的中国西南部和马来西亚、越南、泰国、缅甸、不丹、锡金、尼泊尔和印度中部等国家的热带和亚热带的局部地区。在西双版纳地区鸡嗉果榕则是榕树中最常见的植物，它是西双版纳热带雨林生态系统中的一类先锋树种，当热带雨林被破坏后，最先在林缘、沟谷和路边迅速生长起来，是热带和亚热带地区森林生态系统恢复初期一类重要物种。鸡嗉果传粉榕小蜂繁殖和传粉行为以及其他生态学特性，目前还未见前人的研究报道，作者等从 2001 年起对鸡嗉果榕的传粉小蜂生态学开展了观察和实验研究，现把结果报道如下。

1 材料与方法

1.1 研究植物种类

鸡嗉果榕 *Ficus semicordata* Buch.-Ham. *ex* J. E. Sm.，隶属于荨麻目 Urticales，桑科 Moraceae，榕属 *Ficus*，无花果亚属（Subgen. *Ficus*），小乔木，隐头果生于老茎发出的无叶枝上，果枝下垂至根部或穿入土中；隐头果直径 1.2 ~ 2.8 cm。

1.2 研究动物种类

鸡嗉果榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi* Grandi，隶属膜翅目小蜂总科 Chalcidoidea，榕小蜂科 Agaonidae，角鳃榕小蜂属 *Ceratosolen*。

1.3 研究样地

研究样地设在西双版纳州勐腊县勐仑镇。海拔 550 ~ 570 m，样地年平均气温 21.4℃，年降雨量 1 557.0 mm，相对湿度 86%，全年四季不分明，但有明显的干湿两季，干季 11 月至 4 月，干季又分为雾凉季和干热季，雾凉季 11 月至 2 月，雾大，早晚潮湿；干热季 3 ~ 4 月，雾逐步减少，干热，降水量稀少。5 月至 10 月是湿季，75% 的降雨均在湿季。样地分别设在勐仑至景洪公路 69 公里公路边 8 株鸡嗉果榕（4 雄，4 雌）、中国科学院西双版纳热带植物园东门内（3 株雄树）和东门对面江边（5 株雌树）、中国科学院西双版纳热带植物园沟谷雨林小溪边（2 株雄树，3 株雌树）。

1.4 研究方法

1.4.1 取样及标记方法：各样点选取便于观察的鸡嗉果榕雌、雄各 3 株，每次嫩隐头果（初花期）出现时，随机选择果形相似、大小一致的隐头果 50 个。定点定株，5 天 1 次观察，连续开展 1 年常规观察，观察和记录鸡嗉果榕隐头果发育状况、生物学特性、传粉榕小蜂和非传粉小蜂行为生态学；并且每 15 天统计 1 次树上的挂果量。掌握全年结

果数量动态。

1.4.2 进出蜂时期观察：当隐头果内小花盛开时，花托口的苞片会松动，在雌花期接受果集中的阶段，从早晨 6：00 起每隔一小时观察一次，当初见传粉榕小蜂在接受果周围盘旋时，连续观察，直至榕小蜂进入苞片消失为止，观察榕小蜂的进蜂行为。同时观察非传粉小蜂在隐头果外产卵和活动情况。当雄果发育进入雄花期，虫瘿内的小蜂开始羽化、采粉出飞，在苞片口初见榕小蜂雄虫时，用透明的纱网袋封住果实，观察榕小蜂出蜂行为，1 h 收蜂一次，统计数量，了解榕小蜂羽化、出蜂情况。

1.4.3 套袋放蜂实验：用 120 筛目的绢纱网缝制成 10×15 cm 的小口袋，在鸡嗉果榕隐头果发育在幼花期时套住单果隔离，当隐头果发育到雌花期，腔内小花开放、花托口松动时，捕捉在雌花期果外飞舞的小蜂，按 1、2、3、4、6、8、10 只等组合放入隔离袋内，让其自然钻进果腔，每天检查 3 次进蜂情况，有死蜂及时补加，直至进蜂数符合设计要求止，进行记录进蜂数量，验证单蜂或不同组合的小蜂传粉效率和产卵繁殖效率，每个组合 10 个重复。

1.4.4 解剖观察：5 天一次定期摘取 50 个不同发育阶段（初花期、幼花期、雌花期、间花期、雄花期、果实成熟期）的隐头果带回室内，在实体显微镜下剖查，观察不同时期隐头果内雌花、瘿花和榕小蜂的发育和活动状况；刚进蜂的隐头果剖开观察榕小蜂的传粉、产卵特点；间花期初期剖果统计进蜂数量，包括进入果腔内的和夹于苞片中的蜂量；到间花期末，剖果统计种子、瘿花及败育花数量；雄花期观察榕小蜂交配和采集花粉行为，掌握鸡嗉果榕及其榕小蜂的生殖投资和资源利用情况。

2 结果与分析

2.1 鸡嗉果榕隐头果生长历期与小蜂在果内外活动时期

鸡嗉果榕与其他榕属植物一样，是隐头果，由花序托发育而成肉质球形的“果实”，整个“果实”由肉质花序托、花托口、花托片、雌株繁殖小花、雄株的雌性中性小花和雄花几部分组成。雌性小花生着生于翁形中空的肉质花托内壁上，每个鸡嗉果榕隐头果内腔着生有 940～3 187 个雌性小花，是产生种子和传粉榕小蜂和非传粉小蜂的繁殖场所，花托口被覆瓦状排列的苞片封闭，不打开果腔见不到小花，所以人们常称为“无花果”。雌株仅生长有雌性繁殖小花，被榕小蜂传粉受精后形成种子，不受精者成为败育花。雄株着生着雄花和雌性中性花（不能发育成种子），雄花着生在花托口内壁 2～4 圈，有雄花 30～96 个；雌性中性花仅供传粉小蜂和非传粉小蜂产卵繁殖，不被小蜂产卵繁殖的中性花即使粘附上花粉，也不能受精形成种子，均成为败育花，被小蜂产卵寄生者则形成了瘿花，榕小蜂的卵、幼虫、蛹均在瘿花内生活和发育成长。

在西双版纳勐仑地区鸡嗉果榕不同植株上一年四季都可看到隐头果；每个植株一年可结隐头果 2～3 次，其中结果高峰有 2 次，在干热季的 4 月末至雨季初期的 6 月中旬有一次；然后在雨季末期 10 月底至干季初的 11 月又出现一次；其他时期除少数植株外，大多数植株结实数量均不如这两次高峰期。每批隐头果生长发育时期，由于受温湿度的影响，长短不一，一般完成一次挂果历期在 45～79 d 之间。每一次鸡嗉果榕结隐头果时均要经过 6 个明显的时期：

①初花期（历期 4～6 d）：果腔被圆形的花托片充满，腔内的小花仅见微小突起，隐头果直径在 0.3～0.5 cm 之间。

②幼花期（历期 7～12 d）：花托片从果腔退缩到花托口，花托片与片之间紧封闭，腔内可见淡粉红色雌性小花，隐头果直径在 0.5～0.8 cm 之间。该阶段后期有一种非传粉小蜂开始在隐头果外把产卵器刺入果肉产卵寄生雄株上的小花子房。

③雌花期（历期 2～3 d）：果腔内雌性小花开放，小花红色，隐头果直径 0.8～1.8 cm；花托片松动，传粉小蜂雌蜂中一部分从花托口钻入雌株的隐头果内传粉，另一部分传粉小蜂则到雄株隐头果内的雌性小花产卵繁殖。传粉小蜂钻进果腔 10～18 h 后，花托片开始闭拢，紧紧封住花托口，不让其他小蜂和动物进入果腔内。雄株隐头果花托口内壁有 2～4 圈雄花出现白色的生长点。

④间花期（历期 27～48 d）：隐头果生长发育历期的 2/3 时间均在该期间，隐头果直径 1.9～2.8 cm 之间。传粉榕小蜂在雌株隐头果内传粉后，在果腔内死亡，被传粉受精后的小花子房逐渐膨大形成种子。到雄株上产卵繁殖的传粉榕小蜂在隐头果内小花上产卵后，在果腔内死亡。间花期有 3 种非传粉小蜂在传粉小蜂产卵期间和产卵后在果壁外把产卵器刺入果肉，其中 2 种把它们的卵寄生在腔内

小花子房中；另1种则把卵产在传粉榕小蜂幼虫体内；这些被寄生的小花子房随着各类小蜂卵孵化成幼虫，幼虫不断取食刺激下，子房膨大，硬化成瘿花；一只小蜂的卵、幼虫、蛹历期均在一个瘿花中发育生长，直至成虫羽化。在该期间雄株隐头果内的雄花不断发育生长，后期可见白色花药形成。

⑤ 雄花期（历期2～3 d）：雄花发育成熟，花药开裂，同时传粉小蜂开始羽化交配，交配过的雌蜂到雄花区采集花粉，飞出找寻嫩隐头果。其它非传粉小蜂也开始羽化。雌株上的种子已经形成种仁，种皮硬化。隐头果外表色泽黄或淡红。

⑥榕果成熟期（历期3～7 d）：果皮橙黄或红色，果实成熟变软，开始脱落。

2.2 榕小蜂的羽化、交配和产卵行为

当鸡嗉果榕进入雄花期时，雄株隐头果内的雄花发育成熟，同时瘿花内的榕小蜂也发育成熟，开始羽化出蜂。榕小蜂羽化时，雌雄异步。雄蜂一般早雌蜂羽化出蜂40～90 min，羽化时自行咬开瘿花壳出蜂。最先羽化出来的少部分雄蜂找寻果肉皮较薄处为雌蜂打果肉出蜂口；后来羽化出蜂的大部分雄虫则爬到雌蜂寄生的瘿壁外，然后3对足紧抱住雌蜂寄生的瘿花，啃咬瘿花壁，当瘿花咬破后，快速将生殖器插入瘿花内与雌蜂交配，每次交配时间10～63 s之间。每只雄蜂可与雌蜂交配2～3次，每只雌蜂也可交配1～2次，如果不同个体的雄蜂与同一个体的雌蜂交配，每只雄蜂均是自行打交配孔，不用其它虫体打开的交配孔。所有的传粉小蜂的雌蜂羽化时，都不会自行打开瘿花出蜂口，必须依赖雄蜂打的交配孔，交配完后顶大交配孔出蜂，未打交配孔的雌蜂最后在瘿花内死亡。雌蜂完成交配后，用口器咬大，再用头部顶开交配孔羽化出瘿壳，迅速爬到花托口内壁雄花区，到花药上用触角柄节顶端尖角顶开花药，用前足采集花粉，把花粉推到胸部和腿部的花粉框中。当每只雌蜂采足花粉后，爬到果腔空处用前后足整理全身，把翅上，身上粘附的花粉打扫干净，然后通过雄蜂在果肉上打的孔口钻出隐头果。爬到果外表后，再一次清理身上粘附物，飞翔去寻找新的等待传粉或产卵的处于雌花期的隐头果。而雄蜂没有翅膀，不能飞。开凿出蜂口的雄蜂在果壁打通后，纷纷爬出果壁，掉落土中。而交配之后的雄蜂一部分爬出出蜂口，掉落地上，另一部分雄蜂随成熟的榕果脱落，很快被蚂蚁，步甲等天敌取食，不被取食的雄蜂也随榕果腐烂而死亡。

雄花期的鸡嗉果榕一经雄蜂打开果肉出蜂口后，出蜂口的光和空气能加速各类小蜂羽化，传粉榕小蜂在54～65 min之间羽化完毕，其它非传粉小蜂也在传粉小蜂羽化前15 min或羽化后54 min左右羽化飞走。榕小蜂羽化采粉飞出熟榕果，找寻雌花期的嫩接受果，一天仅见一次，但飞出时间与季节及鸡嗉果榕生长的周围环境有关，在秋冬季（11月至3月）时期，一般需要大雾快散尽的11：00～12：30才在熟果和嫩接受果外飞翔活动，其他非传粉小蜂则要到中午13：30～18：00之间出果活动。春、夏季（4月至10月），小蜂羽化和活动较早，一般在早上6：40～9：00之间出果飞翔活动，9：00以后罕见有传粉小蜂活动。非传粉小蜂在整天均可见在隐头果表产卵活动。由于鸡嗉果榕的隐头果是结在主干距地表2 m左右直至地面的老茎无叶枝上，周围的小环境对出蜂时间早晚有明显的影响，当鸡嗉果榕根部四周空旷无杂草等植物生长时，要比根部周围有杂草覆盖的植株早出蜂40 min～65 min。

2.3 榕小蜂进隐头果传粉和繁殖行为

从成熟的雄株榕果采粉后爬出的传粉榕小蜂，带着成熟的花粉飞走寻觅正处于雌花期的鸡嗉果榕隐头果。不管是雌株还是雄株鸡嗉果榕树，均存在着明显的结实异步性。也就是说，同一株树上即使是在同一个无叶枝上，均有不同生长发育阶段的隐头果。鸡嗉果榕结隐头果时均先从无叶枝基部开始挂果，逐步向枝端延伸，当榕果延伸到顶尖时，基部的鸡嗉果榕的隐头果就发育成熟。所以，每一次隐头果挂果时，除了头批出现的隐头果生长发育较整齐外，后来在一个无叶枝上同时会出现幼花期、雌花期、间花期、雄花期和成熟期多个发育时期的果态混合生长，一直到隐头果成熟到无叶枝顶端，一株鸡嗉果榕一次结实才算完成。在雄株上，一部分飞出熟果的传粉小蜂便选择了自身寄主树的雌花期隐头果作为产卵对象；另一部分榕小蜂则需进行较长距离飞行，找寻正处于雌花期的雌株或雄株隐头果传粉和产卵繁殖。经在距离羽化出蜂的植株500 m范围内长期观察研究结果证实，到鸡嗉果榕雌株上传粉的榕小蜂飞翔距离较远，在距离羽化出蜂株480 m左右的距离，还可见到传粉小蜂，而最佳飞翔传粉范围在100～300 m之间。但是，到鸡嗉果榕雄株上产卵繁殖的榕小蜂飞翔距离则较短，一般仅在羽化出蜂植株的100 m距离范围以内。一旦传粉小蜂发现雌花期的鸡嗉果榕之后，榕小蜂便

在果周围飞翔逡巡，根据雌花期隐头果释放的挥发性物质判断停驻的对象。一经选定隐头果落到果壁，便快速地在花托口四周爬动，并不时的用触角敲打果的花托口外壁，试探其花托口苞片松动的程度。当确定后，榕小蜂倾其全力，用前足伸入最外部的一片苞片，后足一用力，长方形的头部便紧随其入，3 ~ 20 min，小蜂就钻入果腔，花托口仅剩一对对竖立着的翅膀。传粉小蜂通过覆瓦状的花托口，进入到果腔内一般仅有 46% ~ 63% 的个体，其它均在苞片中死亡，进到果腔内的榕小蜂也几乎都处于残腿缺翅状态。

进入果腔的小蜂，在果腔小花中停下，对全身清理一阵后，开始在花柱头上快速的爬行，并不时的用触角敲打花柱头。在雌株上，鸡嗉果榕小蜂每爬行一会儿，便会停下来，前足弯曲连续在胸部运动几次，以便取出储存在胸部或腿部的花粉，推到柱头上，然后继续前行。在雄株上的小蜂产卵时，繁殖雌蜂用前足抓住柱头，后足抵住合适的柱头，腹部微弯，让产卵器下倾，从花柱头口伸入到花子房内，头微下倾，胸部和腹部向后用力将卵排入子房内，一个子房一枚卵，然后继续边爬行边用触角敲打，寻找没有产卵而且可以利用的子房。若一个果内有多个小蜂同时进入时，会发现有相互之间发生争斗的现象。在雄果内，不同的榕小蜂之间还有领域效应，即不同的榕小蜂在自己找到的合适产卵雌花区域时，并不急于产卵，只是用口器咬一下，留下一种昆虫信息，继续爬行寻找产卵资源，别的榕小蜂在遇到这样的雌花时，会避之而离去，过一会，标记小花的榕小蜂再转回来一粒一粒地把卵产在标记过的小花子房内。繁殖性榕小蜂在每一个小花上产卵约需38 s ~ 3 min。在雌株上传粉的小蜂一般进行传粉时间 5 ~ 27 h，然后在腔内爬动 3 ~ 5 h，慢慢死亡。在雄株内产卵的繁殖小蜂产卵时间 5 ~ 16 h。经套袋隔离隐头果放单只繁殖雌蜂实验 86 个隐头果检查结果，一般一只榕小蜂可产卵 400 粒左右（最高 594 粒，最低 72 粒），然后在产卵的果腔内爬动 6 ~ 9 h 死亡，死亡在果腔的繁殖雌蜂在隐头果间花期还可清楚辨认出，而到隐头果成熟期则仅能见到进隐头果内传粉或产卵的小蜂尸体残片。

2.5　榕小蜂进蜂数量与榕树和榕小蜂繁殖率的关系

鸡嗉果榕的隐头果在榕属中属于中等大小，发育成熟果直径一般在 1.9 ~ 2.8 cm 之间，一个果内有雌性小花 940 ~ 3 187 个。经野外定期解剖间花初期隐头果 12 100 多个得知，不同季节最佳进蜂数量不尽相同，在雾凉季每个隐头果进蜂 4.82 ~ 5.20 头对榕树种子形成率和榕小蜂繁殖率最佳；干热季每果进蜂 3.25 ~ 3.64 头对榕树种子形成率和榕小蜂繁殖率最佳；雨季每果进蜂 2.42 ~ 2.65 最佳。在雌和雄株隐头果上套袋放蜂（1，3，6 头）实验（放蜂量和放蜂方法见材料与方法 1.4.3 ），在间花期后期，雌株种子形成，雄株的瘿花内小蜂发育到蛹期时，摘取套袋放蜂的隐头果剖开统计，进到隐头果腔传粉或产卵的死亡小蜂数、种子数、瘿花数和败育花数，结果见表 1。

表 1　雌株和雄株鸡嗉果榕隐头果不同进蜂数与榕小蜂繁殖率和榕树种子形成率的关系

Table 1　The relationship between the average breeding coefficient and seed coefficient and the number of pollinating wasps in male and female syconia of *Ficus semicordata*

季节 Season	月份 Month	雌株 Female		雄株 Male	
		进蜂量（头） Number of fig wasps	种子率（%） Seed coefficient	进蜂量（头） Number of fig wasps	繁殖率（%） Breeding coefficient
雾凉季 fog cool season	11 ~ 2	1	28.00	1	31.26
		3	40.52	3	46.80
		6	64.54	6	59.06
干热季 dry hot season	13 ~ 4	1	35.05	1	30.90
		3	76.54	3	68.00
		6	62.35	6	51.20
雨季 rainy season	15 ~ 10	1	30.55	1	28.16
		3	81.25	3	85.44
		6	41.38	6	50.60

从表可见，对于鸡嗉果榕来说，不是进蜂量越多越有利于小花授精形成种子和提高榕小蜂繁殖率，也不是低进蜂量就好，而是进蜂量有一定的限度。因为进蜂多，就会产生种间排斥和对可利用资源的竞争，从而影响传粉或产卵的效能；进蜂量少又不能充分和有效地利用雌雄株隐头果内的小花资源，致使大量小花败育。而且，一年中每一个隐头果需求进蜂量也有差距，一般来说，雾凉季隐头果要求进蜂要多，干热季和雨季则要求进蜂量要少一些。

2.7 非传粉小蜂对传粉榕小蜂繁殖率的影响

在鸡嗉果榕隐头果内除了传粉榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi* 之外，可常见到另外三类非传粉小蜂在雄株隐头果中寄生，一种类型是争夺产卵资源类型（通常称为造瘿类 gallmakers）：*Platyneura cunia*，这类小蜂在传粉小蜂进隐头果内传粉之前 1 天出现，爬在果皮外把产卵器刺入果肉，把卵产在小花子房中，与传粉小蜂争夺产卵的小花资源。第二种是寄生瘿花类型（通常称植食性寄居类 phytophagous parasitism）：*Sycoscapter roxburghi*，该类小蜂专门寄生传粉小蜂 *C. gravely* 和造瘿小蜂 *P. cunia* 形成的瘿花，与这两类小蜂争夺食物资源，最后导致强者生存，弱者死亡。第三类是复寄生类（inquilines）：该类有两个属种，*Philotryoesis dunia* 和 *Apocrypta* sp.，这 2 种常以前 3 种小蜂作为寄主，把卵产在它们的幼虫体内，靠吸取寄主幼虫体液发育生长，最后导致寄主死亡。所有的非传粉小蜂均是在隐头果外把产卵器插入果肉产卵，它们的出现和发生，致使传粉小蜂产卵资源减少、被寄生或食物资源匮乏而死亡，对传粉小蜂的种群繁衍影响很大（见图 1）。

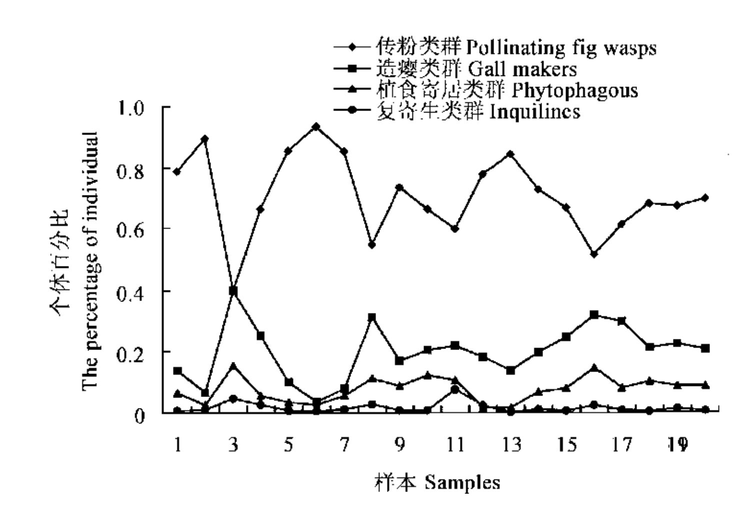


图 1 鸡嗉果榕隐头果 4 类小蜂的数量百分比

Fig.1 The number percent of four kinds of fig wasps in syconia of *Ficus semicordata*

从图 1 看出，对传粉小蜂种群造成严重影响的是造瘿类群，凡是该类群数量上升时，传粉小蜂的种群数量就急剧下降；次之是复寄生类群，虽然该类的个体数量在每个样本中出现均为最少的一类，但它的个体数量一增加，传粉类个体数量也出现明显的下降，说明该类群虽然也寄生其他两类小蜂，但寄生传粉小蜂类的机率更高。植食性寄生类对传粉小蜂也造成负面影响，但该类群同时也与造瘿类争夺食物资源，还在复寄生类的瘿花中产卵，与复寄生类的寄主争夺食物资源，致使寄主过早缺乏食物而死亡，同时也使复寄生类早死亡，所以，植食性寄生类对另外三类的种群都产生了负面的影响。

3 讨论

鸡嗉果榕小蜂与鸡嗉果榕之间的互惠共生反应出两种不同生命体系的生态关系，它们的生活史策略和行为表现均联系到相互生命的延续和后代繁衍，共同形成了对营养、繁殖、保卫以及对环境中非生物因素的适应。它们共同在陆地上生活和发育进化，形成了密切的关系，演化成专一性的组合。鸡嗉果榕小蜂为鸡嗉果榕传授花粉，鸡嗉果榕为鸡嗉果榕小蜂提供生存和繁衍后代的食物和场所。在它们长期的互惠共生关系中，双方都要牺牲各自的

一定利益才能建立如此密切的协同进化关系。鸡嗉果榕的雄株要付出全部雌花给传粉小蜂产卵繁衍后代。经在羽化榕小蜂和正在接受传粉榕小蜂进果腔传粉的鸡嗉果榕树间同时定期观察看出，而每一代传粉榕小蜂均要有 30% ~ 50% 的雌蜂采集花粉后，飞去寻找雌花期的雌株鸡嗉果榕进去传粉，传完粉后不能产卵繁殖，死于雌株隐头果腔内，进雌果传粉的小蜂并无后代繁衍，它们完全是为鸡嗉果榕后代繁衍而自我奉献和牺牲。它们双方表现出了高度的适应性和特化现象的相关机制是如何形成的，有待今后深入研究。鸡嗉果榕雌花期释放出来的化学信息对鸡嗉果榕小蜂的行为和生理有很大的影响，而榕小蜂授粉的效能则取决于本身的构造和活动能力以及与隐头果花期在物侯上的配合，鸡嗉果榕何种挥发性化学物质在引导榕小蜂，榕小蜂又是何种感受器接受该化学物质，有待今后深入研究。鸡嗉果榕依靠榕小蜂传授花粉以进行异花交配，这对鸡嗉果榕的保持较高的生活力和演化变异等都是不可缺少的。这种榕小蜂和榕树之间的联系和影响，深刻反应了自然选择和协同进化所形成的适应现象。

在鸡嗉果榕和传粉榕小蜂这一对具有密切协同进化的物种之间还具有一个复杂的非传粉小蜂组成的体系，这些小蜂虽然不能与传粉小蜂一样进到果腔内产卵，但它们长期依赖寄生鸡嗉果和传粉榕小蜂为生，致使产卵器官特化得又硬又长，能从果皮外刺穿果肉，并能用产卵器感应榕树雌花子房和被传粉榕小蜂寄生的瘿花，并且其生活史历期也很短，从而顺利地得以寄生和繁衍它们的后代，这些物种的产生，对鸡嗉果榕和传粉榕小蜂种群繁衍均造成了负面的影响。对于传粉榕小蜂和非传粉小蜂以及与榕树隐头果之间存在的相互关系，过去研究的不是很多，仅见在非洲、南美洲的一些研究报道（Bronstein and Mckey，1989；Comoton and Hawkins，1992；Kerdelhue and Rasplus，1996；Bronstein and Hossaert-Mckey，1995；West *et al*.，1996；Anstett *et al*.，1997），而鸡嗉果榕上的种群还未见前人报道，有待今后加强研究。

致谢　本项研究的传粉榕小蜂和非传粉小蜂种类，由法国的榕小蜂研究专家 J. Y. Rasplus 教授在西双版纳工作期间分类鉴定。在此表示诚挚的感谢。

参　考　文　献（References）

Anstett M C，Hossaert-McLey M，Joseph K J，1997. Figs and fig pollinators：evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution*，12（3）：94 – 99.

Anstett M C，2001. Unbeatable strategy，constraint and coevolution，or how to resolve evolutionary conflicts：the case of the fig/wasp mutualism. *Oikos*，95：476 – 484.

Berg C C，1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*，45：606 – 611.

Berg C C，Wiebes J T，1992. African fig trees and fig wasps. *Koninklijle Nederlandse Akademie van Wetenschappen*，*Verhandelingen afdeling Naturkunde*，*Tweede Reeks*，89：1 – 298.

Bronstein J L，McKey D，1989. The fig/pollinator mutualism：A model system for comparative biology. *Experientia*，45：601 – 611.

Bronstein J L，Hossaert-McKey M，1995. Hurricane Andrew and a Florida fig pollination mutualism：resilinence of an obligate interaction. *Biotropica*，27：373 – 381.

Comoton S G，Hawkins B A，1992. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*，91：68 – 74.

Greeff J M，Ferguson J W H，1999. Mating ecology of the nonopollinating fig wasps of *Ficus ingens*. *Animal Behaviour*，57：215 – 222.

Galil J，Zeroni M，Bar Shalom D，1973. Carbon dioxide and ethylene effects in the coordination between the pollinator Blastophaga quadraticeps and the syconium in *Ficus religiosa*. *New Phytol*. 72：1 113 – 1 127.

Herre E A，1989. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps. *Experientia*，45：637 – 647.

Herre E A，1993. Population structure and the evolution of virulence in nematode parasites of fig wasps. *Science*，259：1 442 – 1 445.

Janzen D H，1979. How many parents do the wasps from a fig have? *Biotropical*，11：127 – 129.

Khadari B，Gibernau M，Anstett M C，Kjellberg F，Hossaert – McKey M，1995. When figs wait for pollinators：the length of fig receptivity. *American Journal of Botany*，82：992 – 999.

Kerdelhue C，Rossi J P，Rasplus J Y，2000. Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. *Ecology*. 81（10）：2 832 – 2 849.

Ma W L，Chen Y，Li H Q，1997. A summarize of the study on fig trees and its pollinators. Acta Ecologica Sinica，17（2）：209 – 215.［马炜梁，陈勇，李宏庆，1997. 榕树及其传粉者研究综述。生态学报 17（2），209 – 215］

Ramirez B W，1991. Evolution of the mandibular appendage in fig wasps（Hymenoptera：Agaonidae）. *Revista Biol*. *Trop*. 39：87 – 95.

West S A，Herre E H，Windsor D M，Green R S，1996. The ecology and evolution of the New World nonpollinating fig wasp communities. *Journal of Biogeography*，23：447 – 458.

Wiebes J T，1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann Rev*. *Ecol Syst*，10：1 – 12.

Weiblen G D，2002. How to be a fig wasp. *Annual Review of Entomology*，47：299 – 330.

Xu Z F，1994. *Ficus*—a keyston plant species in the tropical rainforest ecosystem of South Yunnan. *Chinese Biodiversity*，2（1）：21 – 23.（in Chinese）［许再富，1994. 榕树——滇南热带雨林生态系统中一类关键植物. 生物多样性，2（1）：21 – 23］

Yang D R，Li C D，Yang B，1997. Studies on animal structure and biodi-

versity on *Ficus* in the tropical rainforest of Xishuangbanna，China. *Zool*. *Res*，18（2）：189－196.［杨大荣，李朝达，杨兵，1997. 西双版纳热带雨林榕树动物群落结构与多样性研究. 动物学研究，18（2）：189－196］

Yang D R，Li C D，Han D B，1999. The effects of fragmenting of tropical rainforest on the species structure of fig wasps and fig trees，China. *Zoological Research*，20（2）：126－130.［杨大荣，李朝达，韩灯保，1999. 热带雨林片段化对榕小蜂和榕树物种的影响. 动物学研究，20（2）：126－130］

Yang D R，Wang R W，Song Q S，Zhang G M，2000. Rule of seasonal changes of the *Ceratolen* sp. In the tropical rainforest of Xishuangbanna，China. *Forest Research*，13（5）：477－484.［杨大荣，王瑞武，宋启示，张光明，2000. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂季节性变化规律. 林业科学研究，13（5）：477－484］

Yang D R，Zhao T Z，Wang R W，Zhang G M，Song Q S，2001. Study on pollination ecology of fig wasp（*Ceratosolen* sp.）in the tropical rainforest of Xishuangbanna，China. *Zoological Research*，22（2）：125－130.［杨大荣，赵庭周，王瑞武，张光明，宋启示，2001. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂传粉生态学研究. 动物学研究，22（2）：125－130］

Yang D R，Peng Y Q，Song Q S，Zhang G M，Wang R W，Zhao T Z，Wang Q Y，2002. Pollination biology of *Ficus hispida* in the tropical rainforests of Xishuangbanna，China. *Acta Botannica Sinica*，44（5）：519－526.［杨大荣，彭艳琼，宋启示，张光明，王瑞武，赵庭周，王秋艳，2002. 西双版纳热带雨林对叶榕传粉生物学. 植物学报，44（5）：519－526］

Yang D R，Peng Y Q，Zhang G M，Song Q S，Zhao T Z，Wang Q Y，2002. Relationship between population variation of fig trees and environment in the tropical rainforests of Xishuangbanna. *Environmental Science*，23（5）：29－35.［杨大荣，彭艳琼，张光明，宋启示，赵庭周，王秋艳，2002. 西双版纳热带雨林榕树种群变化与环境的关系. 环境科学，23（5）：29－35］